

Ecología numérica de la familia Myrtaceae en la parcela permanente de 50-ha en Barro Colorado, lago Gatún, Panamá

Subtítulo

Subtítulo

Rosee Aurelina Félix Méndez *Estudiante, Universidad Autónoma de Santo Domingo (UASD)*

La ecología de comunidades nos ayuda a comprender la manera en que se distribuyen los conjuntos de especies en la naturaleza, y los modos en que estos agrupamientos están influenciados por su ambiente y las interacciones intraespecíficas. En la isla de Barro Colorado, durante los repetidos censos que se han realizado en la parcela permanente de 50-ha, se han reportado varias especies de mirtáceas, siendo su representatividad relativamente importante en dicho enclave. Ninguna investigación ha reportado ni analizado los patrones de la comunidad de mirtáceas de la isla a la fecha. El objetivo general es conocer los rasgos básicos de la estructura y composición de la comunidad de mirtáceas en relación con factores ambientales de esta parcela. Se hicieron estudios para medir el grado de asociación, agrupamiento, diversidad y ecología espacial de esta familia con la ayuda de los paquetes de R y con los datos de octavo censo de la parcela. Las mirtáceas presentaron una riqueza de 7 especies con una abundancia de 5579 individuos pertenecientes a la subtribu Myrteae. Las especies del género *Eugenia* presentaron altos grados de asociación. El agrupamiento Ward de varianza mínima sugirió la partición de 4 grupos que alcanzaron el 100% de la completitud de muestra. La diversidad de mirtáceas posee una correlación positiva con *Al*, *P*, *Ca*, *Fe* y la geomorfología de pendiente media. Las especies *Chamguava schippii* y *E. oerstediana* son las especies que aportan a la diversidad beta y están estrechamente relacionadas con los sitios (14 y 19) que aportan a la misma. El modelo de abundancia de especies muestra que el 56% de la comunidad presenta mayores valores de equidad (log normal 10% y null 46%). *C. schippii*, *E. oerstediana* y *E. nesiotica* presentaron alta correlación espacial, y otras como *Myrcia gatunensis*, *E. galalonensis* y *Psidium friedrichsthalianumchthaliun* mostraron un patrón espacial aleatorio. De los hallazgos, se infiere preliminarmente que *M. gatunensis* es endémica del lago Gatún, *C. schippii* y *E. oerstediana* son basófilas y *E. nesiotica* es acidófila. Este estudio presenta nuevas conocimientos sobre las Myrteae, aunque solo se queda en estadísticos debido a falta de información que respalde o no los hallazgos obtenidos, por lo que se necesitarán nuevos estudios de las preferencias de variables ambientales y hábitats de las mirtáceas.

Keywords: Myrtaceae, Myrteae, Ecología numérica, mirtáceas, parcela permanente de 50-ha, BCI

1 Introducción

Uno de los temas centrales en la ecología de comunidades es cómo controlar la diversidad alfa, es decir, el número de especies que pueden coexistir a escalas localizadas (e.g. 1 ha de una parcela). En las plantas esta diversidad puede alcanzar niveles extraordinarios en los bosques ecuatoriales. En el caso de los árboles de pequeños bosques tropicales, ésta puede competir con la diversidad de árboles de los bosques templados de todo un hemisferio. Otras formas de vida aumentan la

diversidad alfa en los bosques tropicales, especialmente las selvas tropicales, donde los árboles representan sólo el 25% de las especies vegetales. Esta diversidad de las plantas es mayor en las selvas tropicales ecuatoriales que en cualquier otro tipo de vegetación (Wright, 2002).

La isla de Barro Colorado (BCI, por sus siglas en inglés) es un bosque tropical, la isla se formó al término del canal de Panamá en 1914, desde su creación se ha utilizado como centro de investigación debido a su gran reserva natural. Se considera monumento natural protegido por el gobierno de Panamá junto a las penínsulas Peña Blanca, Bohío, Buena Vista, Frijoles y Gigante (Smithsonian Tropical Research Institute, 2010). La parcela permanente de 50 hectáreas se encuentra en el bosque caducifolio húmedo tropical de la isla de Barro Colorado. Se estableció en 1980, desde entonces se han realizado 8 censos (aprox. 1 cada 5 años), en los cuales se toman en cuenta árboles de tallos leñosos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 mm, y como resultado en cada censo, se han identificado, censado y mapeado más de 350,000 árboles individuales (Hubbell, Condit, & Foster, 2021).

Las mirtáceas (Myrtaceae Juss) son una familia de plantas leñosas del orden Myrtales, presentes en la parcela permanente de BCI. La mayoría de las especies son árboles, también hay muchas que son arbustos o subarbustos. Algunas especies producen flores y frutos, otras raíces adventicias. Se distribuyen principalmente en zonas tropicales y templadas, con poca representación en la región africana. La familia cuenta con unos 142 géneros y más de 5.500 especies, incluyendo *Psiloxylon* y *Heteropyxis*, también pueden ser citadas por otros autores como familias monogénicas Psiloxylaceae y Heteropyxidaceae. Cabe destacar que la familia integra los árboles más altos (110-140 m) del planeta (*Eucalyptus*) y al género más numeroso (1200–1800 especies) que existe (*Syzygium*), los subarbustos rizomatosos de los géneros de la sabana (*Psidium*, *Campomanesia* y *Eugenia*), el género *Metrosideros* que contiene especies arbóreas con muchas raíces adventicias, y otros géneros son lianas trepadoras de raíces. También hay un mangle, el monotípico *Osbornia*, un pequeño árbol que carece de neumatóforos (Wilson, 2010).

Las mirtáceas de BCI pertenecen a la subtribu Myrteae. Esta subtribu posee especies que son ecológicamente importantes en muchos entornos neotropicales debido a las bayas carnosas que comen aves y mamíferos, y a las flores blancas generalistas que suministran polen y recursos a las abejas. Debido a su importancia ecológica, los investigadores muestran cada vez más interés en las Myrteae como grupo modelo para estudios evolutivos, ecológicos y de conservación en biomas neotropicales. Cerca del 70% de la diversidad de especies descritas se encuentran en solo dos géneros, *Eugenia* y *Myrcia*, y son dos de los géneros de angiospermas más grandes con 1000 y 700 especies, respectivamente. Además, se ha demostrado sistemáticamente que estos dos géneros son hermanos de linajes pobres en especies de la tribu, lo que aumenta la disparidad de la diversidad existente entre clados estrechamente relacionados. La mayor parte de la biodiversidad existente de Myrteae está restringida al Neotrópico. En el continente americano la mayor diversidad de especies se encuentra en las selvas tropicales y la sabana del centro, y el este de Brasil, el escudo de Guayana y el Caribe; una biodiversidad menor, pero aún significativa, se encuentra en la América Central continental y en la cuenca del Amazonas de tierras bajas. La diversidad de especies es relativamente baja en las zonas subtropicales y templadas del sur de Sudamérica (Patagonia) y en los Andes de gran altitud, pero con una importante variedad de géneros endémicos.

En BCI, durante los repetidos censos que se han realizado en la parcela permanente de 50-ha desde 1981 (Hubbell et al., 2021), se han reportado varias especies de mirtáceas, siendo su representatividad relativamente importante en dicho enclave.

Mediante análisis exploratorios preliminares, se detectaron patrones singulares de distribución espacial y de diversidad. Algunas especies mostraron una distribución espacial concentrada (e.g. *Chamguava schippii*). Igualmente, varias especies mostraron preliminarmente asociación con variables de suelo y geomorfológicas. Ninguna investigación ha reportado ni analizado estos pa-

tronos a la fecha. El objetivo de este estudio es caracterizar la comunidad de mirtáceas de BCI, con ayuda de técnicas de ecología numérica (e.g. análisis de asociación, agrupamiento, diversidad y ecología espacial en relación a factores ambientales), utilizando como fuente los datos disponibles del censo número de 8 de la parcela permanente de 50-ha.

2 Metodología

2.1 Preguntas de investigación

Medición de asociación: ¿Se detectan especies asociadas dentro de las mirtáceas de BCI? ¿Existe asociación entre variables ambientales/atributos? ¿Cuáles variables?

Agrupamiento: Los cuadros (o quadrats) de 1 hectárea, ¿se organizan en grupos discontinuos según la composición de las especies de mirtáceas? Si existe algún patrón, ¿es consistente con alguna variable ambiental/atributo? ¿Hay especies indicadoras o con preferencia por determinadas condiciones ambientales/atributos?

Diversidad: Según los análisis de estimación de riqueza, ¿están representadas suficientemente las mirtáceas en la parcela permanente de 50-ha de BCI? ¿Existe asociación de la diversidad alpha con variables ambientales/atributos? ¿Con cuáles? ¿Existe contribución local o por alguna especie a la diversidad beta?

Ecología espacial: ¿Alguna(s) especies de mirtáceas presenta(n) patrón aglomerado? ¿Cuál(es)? ¿Se asocia con alguna variable?

2.2 Ámbito geográfico

Los datos analizados fueron colectados en la parcela permanente de 50 hectáreas de la isla Barro Colorado (BCI en lo adelante). La parcela está situada en la meseta central de la isla (latitud 9° 9'N, longitud 79° 51'O), y fue establecida en 1980 por Stephen Hubbell y Robin Foster. Posee 1,000 m de largo por 500 m de ancho, se divide en 1250 cuadrantes de 20x20 m (ver figura 1). En la parcela, todos los tallos leñosos con un diámetro a la altura de pecho (DAP) mayor o igual a 1 cm se encuentran marcados, enumerados, mapeados e identificados hasta el nivel de especie. Cada 5 años, esta parcela es censada para evaluar el crecimiento, la mortalidad y para el reclutamiento de nuevas generaciones de plantas. Como resultado de estos censos se han registrado más de 300 especies de árboles, arbustos y palmas con el propósito de conocer la historia de vida de las especies, interacciones y dinámica de la comunidad (Pérez et al., 2005).

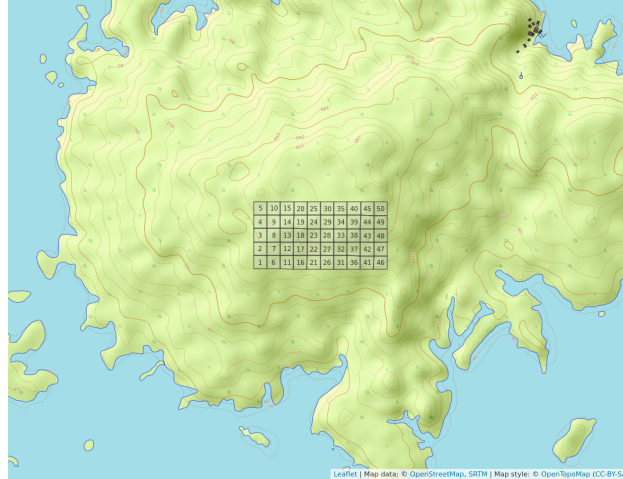


Figure 1: Parcela permanente de 50-ha de la isla Barro Colorado, lago Gatún, Panamá

2.3 Materiales y Métodos

Se ha seleccionado el censo número 8 de esta reserva natural por ser el más reciente y a esta reserva natural en particular debido a la gran cantidad disponible de datos censales que a través de la Ecología numérica nos permitirán conocer rasgos básicos de la estructura y composición de la comunidad de plantas mirtáceas en relación con factores ambientales.

Se exploraron los datos del censo número 8 disponibles en la página web del censo (Hubbell et al., 2021), organizados en dos matrices: la matriz de comunidad, la cual recopila la información referente a las especies de la parcela permanente de 50-ha, y la matriz ambiental, que contiene la información referente a las variables de suelo, geomorfológicas, litológicas y de tipo de hábitat. Los análisis, tablas, figuras y gráficos se realizaron con los scripts de análisis de José R. Martínez (Batlle, 2020) y con ayuda de los paquetes de R para análisis estadísticos y ecológicos (R Core Team, 2019), cabe destacar los paquetes *vegan* (Oksanen et al., 2019), *tidyverse* (Wickham, 2017), *sf* (Pebesma, 2018), *mapview* (Appelhans, Detsch, Reudenbach, & Woellauer, 2019) y *leaflet* (Cheng, Karambelkar, & Xie, 2018) que fueron los más utilizados.

En los análisis de medición de asociación en modo Q, se utilizaron varias distancias, como *ji-cuadrado*, normalizada, Hellinger y Jaccard. Las tres primeras son distancias euclídeas, calculadas sobre los datos transformados, apropiadas tanto para los datos cuantitativos como para los datos de presencia-ausencia; y la última, la distancia de Jaccard (D_J) se puede expresar como la proporción de especies no compartidas. La distancia de Jaccard es el complemento a 1 de la similitud de Jaccard (S_J), es decir, $D_J = 1 - S_J$, de esta manera para obtener la similitud, sólo hay que restarle el valor de distancia a 1 ($S_J = 1 - D_J$). Se puede usar para evaluar la distancia entre especies, usando como fuente la matriz de comunidad transpuesta convertida a binaria (presencia / ausencia) (Borcard, 2018).

Para el análisis de medición de asociación en modo R se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson, el cual tiene como objetivo medir la fuerza o grado de asociación entre dos variables aleatorias cuantitativas que poseen una distribución normal bivariada conjunta. Alternativamente cuando este no cumple con los supuestos se utiliza coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman, que se define como el coeficiente de correlación lineal entre los rangos $R_i(x)$ y $R_i(y)$ (Restrepo & González, 2007).

Se realizaron análisis de agrupamiento utilizando distintos métodos (e.g. UPGMA, *Ward*) para explorar la estructura de la comunidad en función de su composición. Para elegir entre métodos se utilizó la correlación cofenética; se consideró al agrupamiento con la correlación más alta como aquel que retiene la mayor parte de la información contenida en la matriz de disimilitud; no obstante, esto no significa necesariamente que este método sea el más adecuado para el objetivo del investigador. Luego para escoger una cantidad óptima de clusters para cada agrupamiento se utilizó la anchura de la silueta, ésta es una medida del grado de pertenencia de un objeto a su clúster, basada en la disimilitud media entre este objeto y el clúster al que pertenece, comparada con la misma medida del clúster más próximo (Borcard, 2018).

Los métodos aglomerativos utilizados para constatar y evaluar los grupos que hacían sentido para las mirtáceas de este estudio son desarrollados a continuación:

-El método aglomerativo por enlace simple (*single*), conocido como la clasificación por vecinos más cercanos, aglomera objetos en función de sus disimilitudes más cortas entre pares: la fusión de un objeto con un grupo en un nivel de disimilitud determinado sólo requiere que un objeto de cada grupo que se aglomere esté vinculado al otro en ese nivel. En consecuencia, el dendrograma resultante de una aglomeración de enlace simple suele mostrar encadenamiento de objetos. La lista de las primeras conexiones que hacen a un objeto miembro de un clúster, o que permite la fusión de dos clústeres, se denomina cadena de conexiones primarias; esta cadena forma el árbol de expansión mínima (MST).

-El método aglomerativo por enlace completo (*complete*), conocido como la clasificación del vecino más lejano, permite que un objeto se agrupe con otro grupo sólo en la disimilitud correspondiente a la del par de objetos más distante; de esta manera con mayor motivo, todos los miembros de los dos grupos están vinculados. Un grupo admite un nuevo miembro sólo a una disimilitud correspondiente al objeto más lejano del grupo. De ello se deduce que cuánto más grande es un grupo, más difícil es aglomerarse con él. La vinculación completa resulta en muchos grupos pequeños separados que se aglomeran a grandes distancias, por lo que este método es interesante para buscar e identificar discontinuidades en los datos.

-El método de grupos de pares no ponderados con media aritmética (UPGMA, por sus siglas en inglés) es el más conocido de la familia métodos aglomerativos por enlace promedio, éstos se basan en las disimilitudes medias entre los objetos o en los centroides de los grupos. El método UPGMA permite que un objeto se una a un grupo en la media de las disimilitudes entre este objeto y todos los miembros del grupo. Cuando dos grupos se unen, lo hacen a la media de las disimilitudes entre todos los miembros de un grupo y todos los miembros del otro.

-El método de agrupación de varianza mínima de *Ward* se basa en el criterio del modelo lineal de mínimos cuadrados. Su objetivo es definir los grupos de tal manera que la suma de cuadrados dentro del grupo (es decir, el error cuadrático del ANOVA) se minimiza. La suma de errores al cuadrado dentro del grupo puede calcularse como la suma de las distancias al cuadrado entre los miembros de un grupo dividido por el número de objetos. Este método fue seleccionado porque produce grupos con números de elementos más equilibrados, o que evita los grupos de pocos elementos (Borcard, 2018).

El remuestreo *bootstrap* consiste en muestrear aleatoriamente subconjuntos de los datos y calcular la agrupación en estos subconjuntos. Luego de repetir este proceso un gran número de veces, se cuenta la proporción de los resultados de clustering replicados en los que aparece un cluster determinado. Esta proporción se denomina probabilidad *bootstrap* (BP) del cluster. Adicionalmente, se aplicó el remuestreo *bootstrap* multiescalar, utiliza muestras *bootstrap* de varios tamaños diferentes para estimar el valor p de cada conglomerado. Esta mejora produce valores p “aproximadamente insesgados” (AU) (Borcard, 2018).

Para evaluar homogeneidad de promedios de las variables ambientales entre los grupos *Ward*

y las variables ambientales fueron ANOVA, que evalúa homogeneidad de medias, y Kruskal-Wallis, que evalúa la homogeneidad de medianas; los cuales hacen sentido para agrupamientos de 3 grupos o más (Batlle, 2020).

El análisis de especies indicadoras de los grupos *Ward* se hizo mediante el método del Valor Indicador (en lo adelante, IndVal), el cual se calcula como el producto de la especificidad de una especie para el grupo objetivo por su fidelidad al grupo objetivo. La especificidad se define por la abundancia media de la especie dentro del grupo objetivo comparada con su abundancia media en todos los grupos; la fidelidad es la proporción de sitios del grupo objetivo en el que está presente la especie. Y el análisis de especies con preferencia por hábitat se realizó mediante el coeficiente de correlación biserial puntual que mide la relación entre un vector que indica la presencia o abundancia de una especie en diferentes lugares y un vector que describe a qué grupo predefinido al que pertenece cada sitio (Borcard, 2018).

Para medir la diversidad alpha se utilizaron los índices de diversidad, descritos a continuación:

-La equidad de Pielou (denominada también equidad de Shannon) equivale a $J = H_1 / H_0$.

-Los tres primeros números de diversidad de Hill : $N_0 = q$ (la riqueza de especies), $N_1 = e^H$ (número de especies abundantes), y $N_1 = 1 / \lambda$ (inverso de Simpson).

-Los ratios de Hill: $E_1 = N_1 / N_0$ (versión de la equidad de Shannon) y $E_2 = N_2 / N_0$ (versión de la equidad de Simpson) (Borcard, 2018).

La equidad puede relacionarse con la forma de los modelos de abundancia de especies, estos son funciones que describen la forma de los gráficos de rango/abundancia en los que la abscisa clasifica las especies en orden de abundancia decreciente y la ordenada representa las abundancias transformadas en logaritmos. Los cuatro modelos principales son las series geométricas, logarítmicas y lognormales, y el modelo de barra rota. En este orden, la uniformidad aumenta de un modelo a otro en esta secuencia (Borcard, 2018).

Para estimar la riqueza se utilizaron los modelos de enfoque asintótico: a) paramétricos: Modelo homogéneo (estándar y MLE), este asume que todas las especies tienen las mismas probabilidades de incidencia o detección; y no paramétricos: Chao1, el cual utiliza las frecuencias de únicos y duplicados para estimar el número de especies no detectadas, Chao1-bc (forma corregida de sesgo para el estimador Chao1) e iChao1 (estimador Chao1 mejorado); ICE (Estimador de cobertura basado en la incidencia) e ICE-1 (ICE modificado para casos altamente heterogéneos); Jackknife de primer orden, el cual utiliza la frecuencia de los ejemplares únicos para estimar el número de especies no detectadas y jackknife de 2º orden, que utiliza las frecuencias de los únicos y los duplicados para estimar el número de especies no detectadas. Los cuales contienen un intervalo de confianza del 95%, para el cual se utiliza una transformación logarítmica, de modo que el límite inferior del intervalo resultante sea al menos el número de especies observadas (Chao et al., 2014).

Basado en los supuestos de Whittaker, según los cuales la diversidad beta es la variación espacial de la diversidad entre sitios dentro de un área geográfica de interés. Existen diferentes ecuaciones para medir esa variación. De la investigación sobre la diversidad beta dos enfoques: (1) La diversidad beta puede interpretarse como una rotación, es decir, el cambio direccional en la composición de la comunidad a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental predefinido. (2) La diversidad beta también puede definirse como la variación de la composición de la comunidad entre unidades de muestreo, sin referencia a un gradiente explícito. Ambos conceptos entran en el ámbito de la definición de Whittaker (Borcard, 2018).

Para obtener las contribuciones locales a la diversidad beta (LCBD), se calcula primero la contribución del sitio *i* a la diversidad beta global es la suma (SSi) de los valores centrados y al

$$SS_i = \sum_{j=1}^p s_{ij}$$

cuadrado del sitio (o fila) i en la matriz S :

y luego, la contribución relativa del sitio i a la diversidad beta, la cual es denominada LCBD,

$$LCBD_i = SS_i / SS_{Total} \quad \text{donde} \quad SS_{Total} = \sum_{i=1}^n SS_i$$

es (Borcard, 2018):

Para conocer las contribuciones de las especies a la diversidad beta (SCBD), se calcula la contribución de la especie j a la diversidad beta global es la suma (SS_j) de los valores centrados y al

$$SS_j = \sum_{i=1}^n s_{ij}$$

cuadrado de la especie (o columna) j en la matriz S :

y luego, la contribución relativa de la especie j a la diversidad beta, que eso que se conoce como

$$SCBD_j = SS_j / SS_{Total} \quad \text{donde} \quad LCBD_i = SS_i / SS_{Total}$$

SCBD, es (Borcard, 2018):

Para para explorar patrones espaciales de las especies y las variables ambientales, se utilizaron tanto el correlograma, como la prueba Mantel, el índice de autocorrelación I de Moran y los mapas de indicadores locales de autocorrelación espacial (en lo adelante Mapas LISA). Serán descritos a continuación.

El correlograma es un gráfico de los valores de correlación espacial frente a las clases de distancia, que combinado con pruebas estadísticas, un correlograma permite evaluar rápidamente el tipo y el alcance de la estructura de correlación espacial de una variable (Borcard, 2018).

El Índice Global de Moran es un análisis estadístico que examina de forma integral las variaciones de la autocorrelación espacial entre valores vecinos más cercanos, que se clasifican como positivo, negativo y sin autocorrelación espacial. Cuando los valores tienden a agruparse se trata de una autocorrelación espacial positiva, pero si se dispersan, es una autocorrelación negativa, y si se distribuyen de forma aleatoria, se habla de que no hay autocorrelación espacial entre los valores analizados (Bucheli, 2019). Se construye de la siguiente manera (Borcard, 2018):

$$I(d) = \frac{\frac{1}{W} \sum_{h=1}^n \sum_{i=1}^n w_{hi} (y_h - \bar{y}) (y_i - \bar{y})}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}$$

La correlación espacial en el ámbito multivariante puede evaluarse y comprobarse mediante un correlograma de Mantel. Básicamente, se calcula un estadístico de Mantel estandarizado rM (análogo al coeficiente r de Pearson) entre una matriz de disimilitud entre sitios y una matriz donde los pares de sitios que pertenecen a la misma clase de distancia reciben el valor 0 y los demás pares, el valor 1. El proceso se repite para cada clase de distancia. Cada valor de rM puede probarse mediante permutaciones. La expectativa del estadístico de Mantel para la ausencia de correlación espacial es $rM = 0$ (Borcard, 2018).

El Índice Local de Asociación Espacial (LISA) ayuda a identificar patrones locales de asociación espacial, descomponiendo el Índice Moran para evaluar la influencia de hábitats localizados en la estadística global, esto se visualiza utilizando los Sistemas de Información Geográfica. Este índice

destaca las localizaciones con valores estadísticos significativos en los indicadores, resaltando la presencia de puntos calientes *hot spots* o atípicos espaciales, dependiendo de los datos estadísticos analizados. El resultado es la la generación de un mapa que se denomina de agrupamiento o clúster, en este se visualiza cada unidad espacial se diferenciada de sus unidades vecinas (Bucheli, 2019).

3 Resultados

La familia Myrtaceae de la parcela permanente de 50-ha de BCI presentó una abundancia de 5,579 individuos pertenecientes a 7 especies, de las cuales las más abundantes fueron *Eugenia galalonensis* y *Eugenia oerstediana*, representadas con 1,975 y 1,838 individuos cada una, y las especies más raras fueron *Psidium friedrichsthalianum* y *Myrcia gatunensis*, con 58 y 56 individuos respectivamente (ver figura 1).

Table 1: Abundancia por especie de la familia Myrtaceae

Latin	n
<i>Eugenia galalonensis</i>	1975
<i>Eugenia oerstediana</i>	1838
<i>Eugenia coloradoensis</i>	609
<i>Chamguava schippii</i>	541
<i>Eugenia nesiotica</i>	502
<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	58
<i>Myrcia gatunensis</i>	56

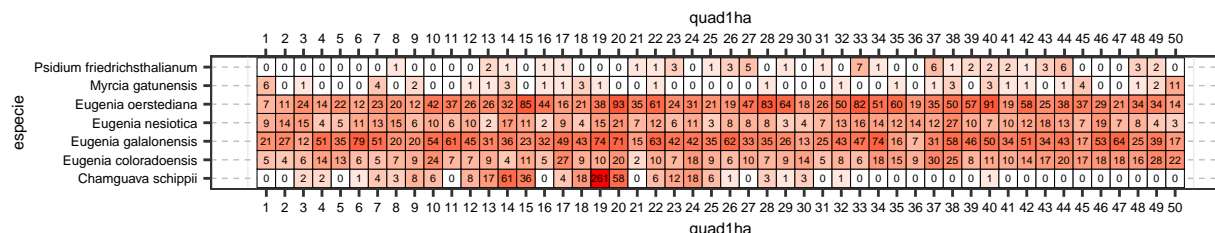


Figure 2: Abundancia de especies por quadrat

Para los análisis de medición de asociación, la distancia de *ji*-cuadrado y la distancia de Jacard resultaron pequeñas entre especies del género *Eugenia* (*E. oerstediana*, *E. galalonensis*, *E. nesiotica* y *E. coloradoensis*), lo cual sugiere un patrón de dependencia, debido a que tienen altos grados de asociación; y las especies *Psidium friedrichsthalianum*, *Myrcia gatunensis* y *Chamguava schippii* presentan un posible patrón independiente, no parecen asociarse con otras (ver figura 3). La riqueza de la familia presentó asociación estadística, a través del índice de Spearman, en términos positivos con *Al*, *P* y en términos negativos con *Ca*; y la abundancia de mi familia presentó asociación estadística, a través del índice de Spearman y el índice de Pearson, en términos positivos con *Al* y elevación media, y en términos negativos con *Ca*, heterogeneidad ambiental y geomorfología de vaguada (ver figuras S1 y S2).

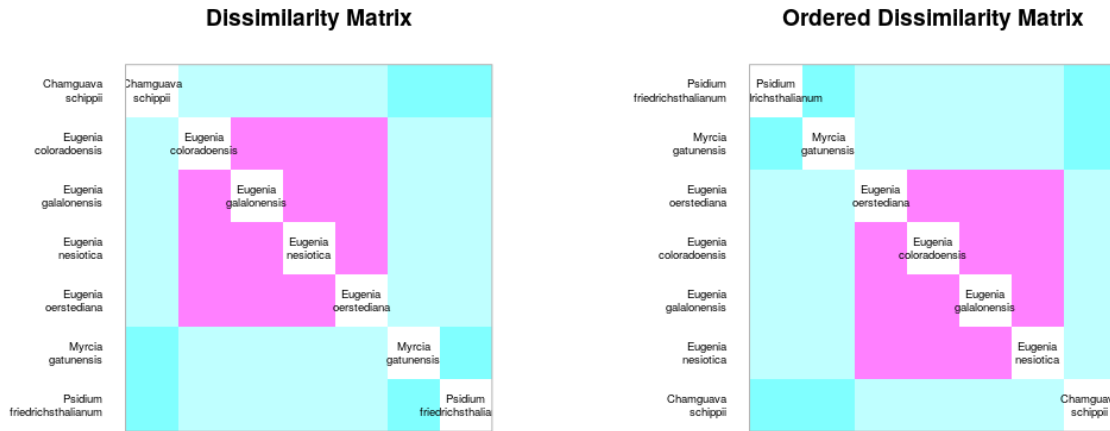


Figure 3: Matriz de disimilaridad de Jaccard

Para los análisis de agrupamiento (*cluster analysis*), se utilizó el método de agrupamiento *Ward* de varianza mínima, conjuntamente con el mapa de calor (ver figuras S3 y 4), los cuales mostraron que las mirtáceas de la parcela permanente de 50-ha de BCI se distribuyen en 4 grupos, de 20, 13, 2 y 15 sitios, respectivamente (ver figura S4). Los métodos de agrupamiento aglomerativos por enlace simple, por enlace completo y por enlace promedio (grupos de pares no ponderados con media aritmética, UPGMA por sus siglas en inglés) destacaron la singularidad de este grupo formado por dos sitios (14 y 19) (ver figura S5). Además, el muestreo de *bootstrap* multiescalar respaldó este grupo con un probabilidad de *bootstrap* (BP) de 76 % y probabilidad de valores aproximadamente insesgados (AU) de 99 %, de que sea un grupo real (ver figura S6). Las mirtáceas presentaron asociación estadística, según las pruebas ANOVA y Kruskal-Wallis para una significancia por debajo de 0.05 y el diagrama de cajas, con variables de suelo: *pH*, *Cu*, *Zn*, *Ca*, *Mg*, *N*, *Al* y *K*; y atributos del terreno: pendiente_media, orientacion_media, elevación media, geomorf_espolon/gajo_pct (ver figuras S7 y S8).

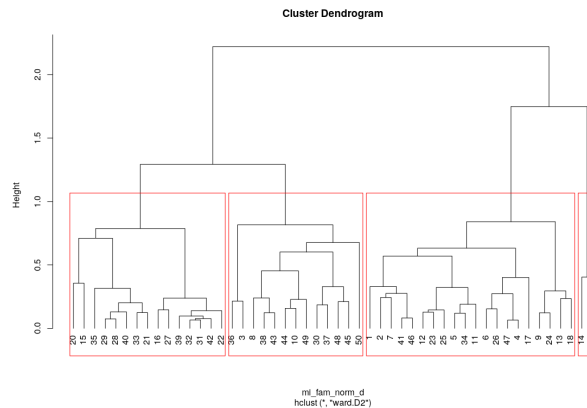


Figure 4: Agrupamiento por el método *Ward* de varianza mínima de las mirtáceas

Para este agrupamiento, las especies asociadas como indicadoras, mediante IndVal para una significancia menor de 0.05, fueron *C. schippii* para el grupo 3, *E. coloradoensis* para el conjunto de grupos 1+2 y *E. oerstediana* para el conjunto de grupos 3+4 (ver figura 5); y las especies con preferencia por hábitat, mediante el coeficiente de correlación biserial puntual para una significancia menor de 0.05, fueron *E. coloradoensis* con preferencia por el grupo 2, *C. schippii* por el grupo 3 y *E. oerstediana* por el grupo 4 (ver figura 6).

```
Multilevel pattern analysis
-----

Association function: IndVal.g
Significance level (alpha): 0.05

Total number of species: 7
Selected number of species: 3
Number of species associated to 1 group: 1
Number of species associated to 2 groups: 2
Number of species associated to 3 groups: 0

List of species associated to each combination:

Group 3 #sps. 1
          A      B  stat p.value
Chamguava schippii 0.9248 1.0000 0.962 0.002 **

Group 1+2 #sps. 1
          A      B  stat p.value
Eugenia coloradoensis 0.639 1.000 0.799 0.033 *

Group 3+4 #sps. 1
          A      B  stat p.value
Eugenia oerstediana 0.6515 1.0000 0.807 0.023 *
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

Figure 5: Análisis de especies indicadoras de los grupos *Ward*, mediante el método del Valor Indicador (IndVal)

```

Multilevel pattern analysis
-----

Association function: r.g
Significance level (alpha): 0.05

Total number of species: 7
Selected number of species: 3
Number of species associated to 1 group: 3
Number of species associated to 2 groups: 0
Number of species associated to 3 groups: 0

List of species associated to each combination:

Group 2 #sps. 1
              stat p.value
Eugenia coloradoensis 0.568  0.048 *

Group 3 #sps. 1
              stat p.value
Chamguava schippii  0.8    0.001 ***

Group 4 #sps. 1
              stat p.value
Eugenia oerstediana 0.74    0.01 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

Figure 6: Análisis de especies con preferencia por hábitats en los grupos *Ward*, mediante el coeficiente de correlación biserial puntual

Para los análisis de diversidad alpha las mirtáceas de este ámbito geográfico presentaron, a través de la riqueza (N_0), E_2 y N_2 de Hill, una correlación positiva importante con *Al*, *P*, *Ca* y *Fe*. Además, la diversidad de la familia (a través de la equidad de Pielou (J)), los ratios de Hill (E_1 y E_2) y N_2) mostró una correlación positiva notable con la presencia de la geomorfología de pendiente media (ver figura S9).

El modelo de abundancia de especies mostró que el 56% de los quadrats presenta mayores valores de equidad (log normal 10% y null 46%) (ver figura 7). También se utilizaron los modelos de estimación de riqueza (*Homogeneous model*, estándar y MLE; los Chao y los Jackknife), los cuales mostraron que la completitud de muestra se alcanzó al 100%; las estimaciones de la diversidad con muestras enrarecidas y extrapoladas mostraron que la riqueza máxima fue alcanzada (ver figura S10); y para las estimaciones de diversidad asintótica junto con estadísticas relacionadas (Riqueza de especies, diversidad de Shannon, y diversidad de Simpson) la riqueza fue estimada y observada (ver figura S11).

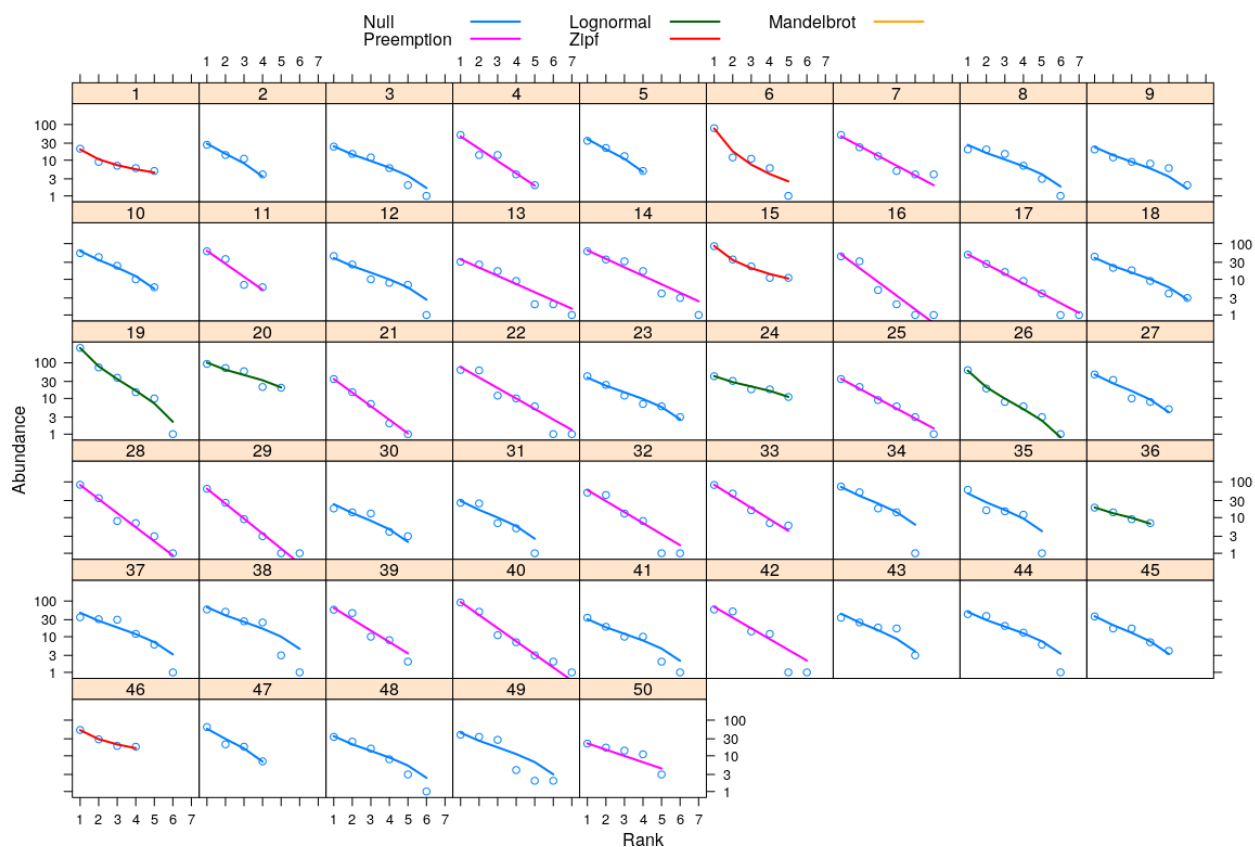


Figure 7: Modelo de abundancia de especies

La diversidad alpha en el agrupamiento *Ward*, según los modelos de estimación de riqueza (*Homogeneous model*, estándar y MLE; los Chao y los Jackknife) se alcanzó la completitud de muestra al 100% para los grupos 1, 2 y 4 (1882, 1205 y 1939 individuos, respectivamente) y al 98% para el grupo 3 (grupo con la menor abundancia, 553 individuos). Las estimaciones de la diversidad con muestras enrarecidas y extrapoladas mostraron que en los grupos *Ward* la riqueza máxima fue alcanzada (ver figuras S12, S13, S14 y S15); y para las estimaciones de diversidad asintótica junto con estadísticas relacionadas (Riqueza de especies, diversidad de Shannon, y diversidad de Simpson) la riqueza máxima fue estimada y observada (ver figura 8).

```
$AsyEst: asymptotic diversity estimates along with related statistics.
```

	Site	Diversity	Observed	Estimator	s.e.	LCL	UCL
1	1	Species richness	7.000	7.000	0.002	7.000	7.003
2	1	Shannon diversity	4.032	4.038	0.084	4.032	4.203
3	1	Simpson diversity	3.142	3.145	0.079	3.142	3.300
4	2	Species richness	7.000	7.000	0.001	7.000	7.002
5	2	Shannon diversity	4.521	4.532	0.087	4.521	4.703
6	2	Simpson diversity	3.946	3.956	0.078	3.946	4.108
7	3	Species richness	7.000	7.000	0.500	7.000	8.446
8	3	Shannon diversity	3.329	3.348	0.128	3.329	3.600
9	3	Simpson diversity	2.508	2.515	0.130	2.508	2.770
10	4	Species richness	7.000	7.000	0.011	7.000	7.022
11	4	Shannon diversity	3.798	3.804	0.076	3.798	3.953
12	4	Simpson diversity	2.980	2.983	0.072	2.980	3.123

Figure 8: Resultado de las estimaciones de diversidad asintótica junto con estadísticas relacionadas, para el agrupamiento *Ward*

C. schippii y *E. oerstediana* fueron las especies que hacen contribución a la diversidad beta, éstas están bien representadas (la primera con gran dominancia) en los sitios 14 y 19 (grupo 3 *Ward*) que hacen contribución a la diversidad beta (ver figura 9); el 14 fue uno de los cinco sitios que poseen la riqueza máxima (los demás sitios son 13, 17, 22 y 40) y el 19 fue el sitio más abundante con 399 individuos, de los cuales 261 pertenecían a *C. schippii* (ver figura 2). Además, los sitios 14 y 19 están ubicados uno al lado del otro geográficamente (ver figura S4).

```

$betadiv
$beta
    SStotal    BDtotal
4.63346768 0.09456056

$SCBD
    Chamguava schippii    Eugenia coloradoensis
    0.39129504            0.10315994
    Eugenia galalonensis    Eugenia nesiotica
    0.12132302            0.08307379
    Eugenia oerstediana    Myrcia gatunensis
    0.14756292            0.08890554
    Psidium friedrichsthalianum
    0.06467975

$LCBD
    1      2      3      4      5      6
0.034502324 0.021083593 0.016380978 0.017149450 0.010164031 0.030451557
    7      8      9      10     11     12
0.013237353 0.009794359 0.018989300 0.005199322 0.013617440 0.008757331
    13     14     15     16     17     18
0.025849901 0.064059698 0.042113692 0.016894631 0.015254314 0.026597337
    19     20     21     22     23     24
0.126128710 0.027468149 0.022053327 0.003464883 0.016789843 0.016345389
    25     26     27     28     29     30
0.009980862 0.017176982 0.013462996 0.016069545 0.018294037 0.013863527
    31     32     33     34     35     36
0.008251546 0.004859232 0.019761132 0.007171961 0.023576947 0.031075930
    37     38     39     40     41     42
0.018137036 0.008327898 0.010559381 0.012717132 0.009648519 0.006194592
    43     44     45     46     47     48
0.013694652 0.010827300 0.020328969 0.011361467 0.017637132 0.011136593
    49     50
0.015408352 0.048129370

```

Figure 9: Resultado de los análisis del SCBD y LCBD

En los análisis de ecología espacial, la autocorrelación espacial mediante la prueba de Mantel mostró que hay correlación espacial inducida por alguna variable en términos positivos para el primer orden y en términos negativos para el tercer y sexto orden (hasta 500 metros) (ver figura 10). Según la prueba I de Moran global aplicada a abundancia de especies transformadas sin tendencia, *C. schippii*, *E. oerstediana* y *E. nesiotica* presentaron alta correlación espacial, y otras como *M. gatunensis*, *E. galalonensis* y *P. friedrichsthalianum* mostraron un patrón espacial aleatorio (ver figuras S16 y S17). Además, comparando con los correlogramas del I de Moran, se observaron patrones espaciales muy parecidos para *C. schippii*, *B* y *Ca*; para *E. oerstediana* y *N*; y para *E. nesiotica* y *Mn* (ver figuras 11 y 12). Esto coincide con la prueba del I de Moran local (aplicado a variables ambientales) y los mapas de *clusters* LISA (aplicado a abundancias de especies transformadas sin tendencia), *C. schippii* presentó correlación espacial con los valores de abundancia altos de *Al*, y bajos de *B*, *Zn*, *Ca* y *N*; *E. oerstediana* mostró una correlación espacial con los valores de abundancia

bajos de N , $N. min.$ y pH ; y $E. nesiotica$ con valores de abundancia bajos de Mn , y altos de N , y pH (ver figuras S18, S19 y S20).

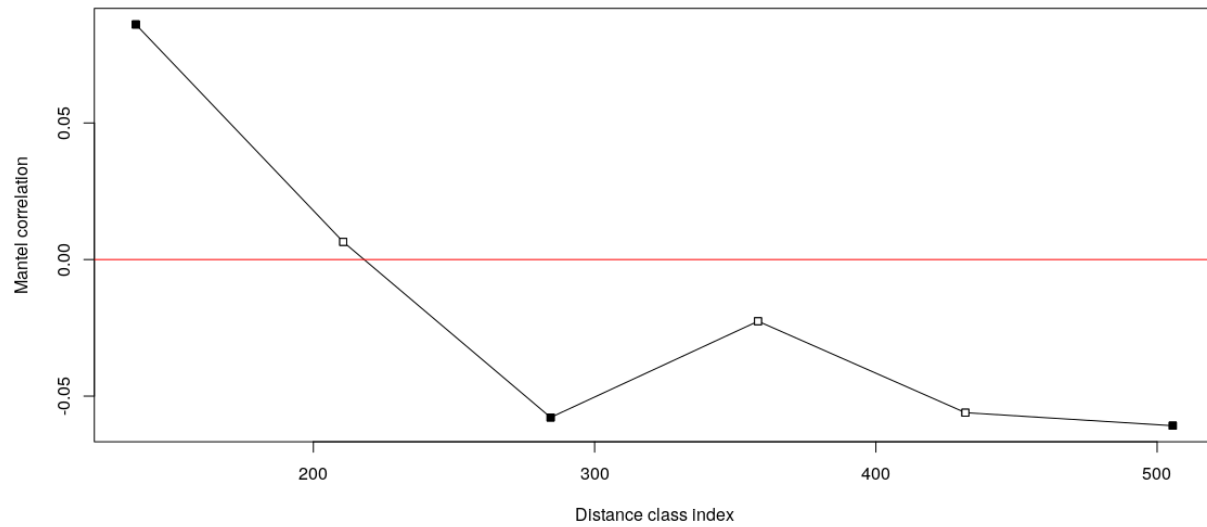


Figure 10: Autocorrelación espacial mediante prueba Mantel (matrices de distancia)

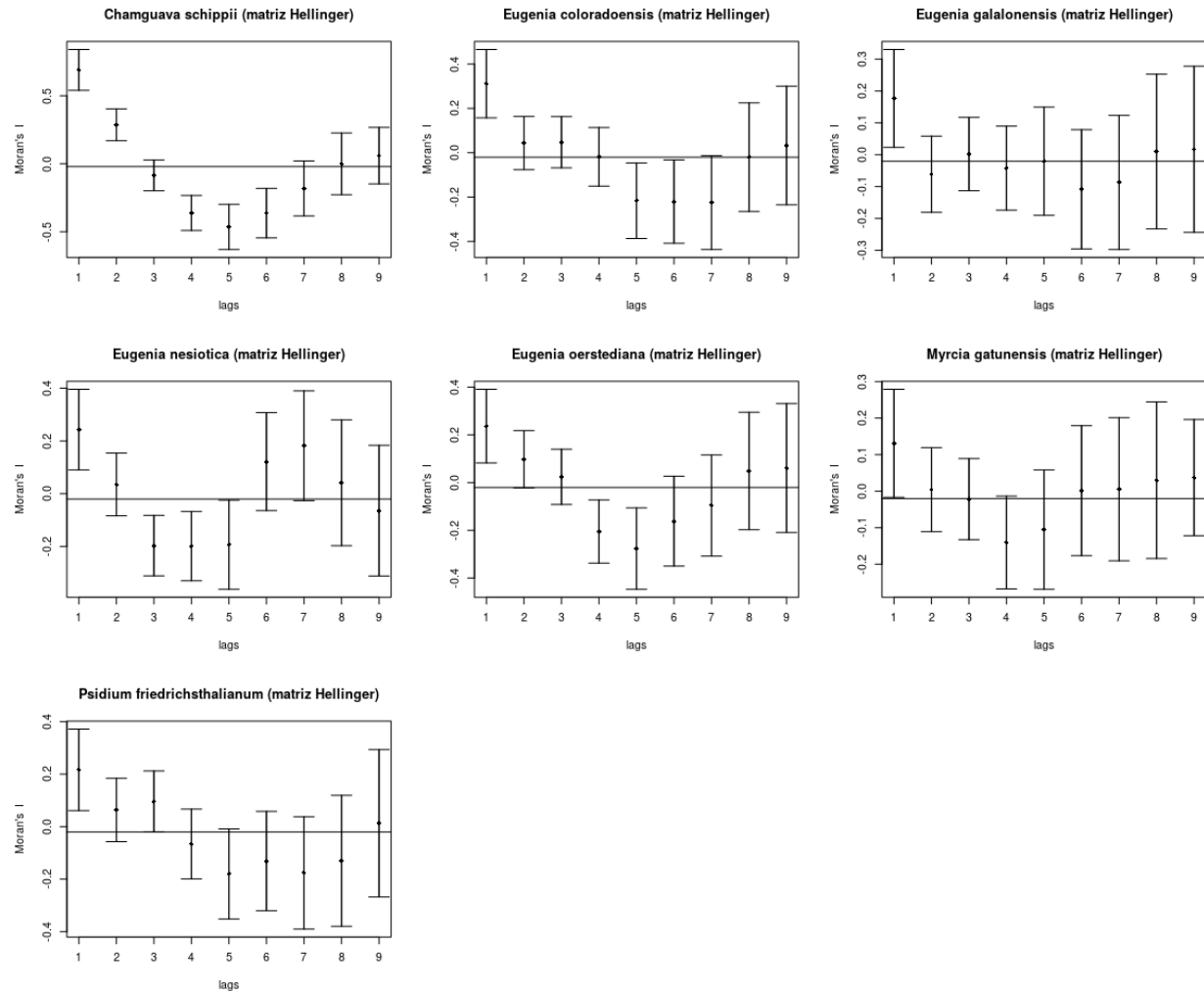


Figure 11: Correlograma, I de Moran con abundancias de especies

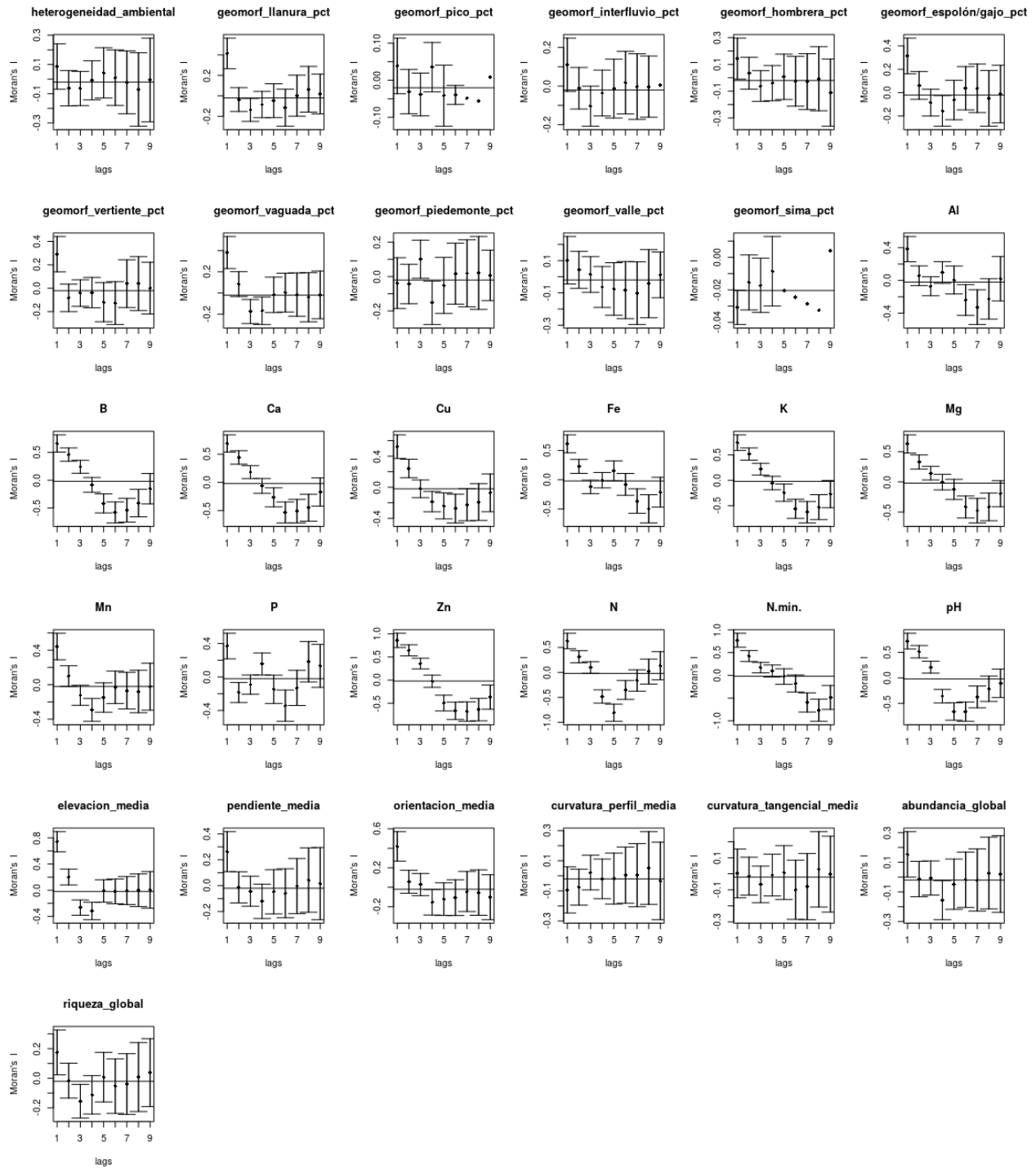


Figure 12: Correlograma, I de Moran con variables ambientales

4 Discusión

Las mirtáceas de la parcela permanente de BCI presentaron una riqueza de 7 especies pertenecientes a la subtribu Myrteae. El 57% de esta riqueza, correspondiente a las especies del género *Eugenia*, presentaron altos grados de asociación entre ellas, por lo que supone un patrón de dependencia, a diferencia de las especies *P. friedrichsthalianum*, *M. gatunensis* y *C. schippii* mostraron un patrón independiente, por lo que supone que se presentan aleatoriamente en la muestra sin asociarse a las otras especies.

Las Myrteae de esta muestra, según el método *Ward*, se dividen en 4 grupos, cada uno con 20, 13, 2 y 15 sitios respectivamente. Este agrupamiento, según las pruebas ANOVA y Kruskal-Wallis y el diagrama de cajas, estuvo influenciado por variables de suelo: *pH*, *Cu*, *Zn*, *Ca*, *Mg*, *N*, *Al* y *K*; y atributos del terreno: pendiente_media, orientacion_media, elevación media, geomorf_espolon/gajo_pct. El grupo 3 (con 2 sitios, 14 y 19) coincide en los métodos de agrupamiento (*single*, *complete*, UPGMA y *Ward*) y el *bootstrap* multiescalar (BP de 76% y un AU de 99%) esto infiere que es un grupo natural y real dentro de la localidad.

Según el análisis de especies indicadoras (IndVal), las especies asociadas como diagnósticas para el agrupamiento *Ward*, fueron *C. schippii* para el grupo 3, *E. coloradoensis* para el conjunto 1+2 y *E. oerstediana* para el grupo 3+4. También, *C. schippii* presentó preferencia por los hábitats del grupo 3, *E. coloradoensis* para los del grupo 2, y *E. oerstediana* para los del grupo 4. Esto puede ser debido a las altas abundancias de estas especies presentes en estos grupos.

El modelo de abundancia de especies muestra que el 56% de la comunidad presenta mayores valores de equidad (log normal 10% y null 46%). No obstante, los estimadores de riqueza demostraron que la completitud de muestra para las mirtáceas en estudio fue estimada y observada al 100%, lo mismo para los grupos *Ward*. De lo que se infiere, que este es un patrón natural de las Myrteae, y no será necesario aumentar el esfuerzo de muestreo porque no se espera encontrar más especies de esta familia en BCI.

La riqueza y abundancia de la familia presentó asociación estadística en términos positivos con *Al*, *P* y en términos negativos con *Ca*; y la abundancia de mi familia presentó asociación estadística en términos positivos con *Al* y elevación media, y en términos negativos con *Ca*, heterogeneidad ambiental y geomorfología de vaguada. Además, la diversidad alpha de las comunidad presentó correlación con las variables *Al*, *P*, *Ca*, *Fe* y la geomorfología de pendiente media. De lo que se infiere, que la presencia de estas variables está relacionada estrechamente con la distribución de la familia en la parcela permanente de BCI.

Las especies que hacen contribución a la diversidad beta fueron *C. schippii* y *E. oerstediana*, y los sitios que hacen contribución fueron los sitios 14 y 19 (grupo *Ward* 3). Este grupo posee altas abundancias de las especies antes mencionadas; el sitio 19 posee la mayor abundancia de especies por quadrat 399 individuos de los cuales 261 son de *C. schippii* y 38 de *E. oerstediana*; y el sitio 14 posee 154 individuos, de los cuales 61 individuos son de *C. schippii* y 32 de *E. oerstediana*. Estos sitios se encuentran juntos geográficamente, y presentan altos grados de *Al* y bajos grados de *N*, lo que según los análisis de ecología espacial se relaciona con altas abundancias de las especies antes mencionadas.

Los análisis de ecología espacial de mirtáceas, mediante la prueba de Mantel, mostraron estadísticamente que hay correlación espacial inducida por alguna variable en términos positivos para el primer orden. Las especies *C. schippii*, *E. oerstediana* y *E. nesiota* presentaron alta correlación espacial; y *M. gatunensis*, *E. galalonensis* y *P. friedrichsthalianum* presentaron un patrón aleatorio. Con la prueba del I de Moran local (aplicado a variables ambientales) y los mapas de *clusters* LISA (aplicado a abundancias de especies transformadas sin tendencia), se evidenció estadísticamente que ésta correlación para *C. schippii* está inducida por los valores de abundancia altos de *Al*, y bajos de *B*, *Zn*, *Ca* y *N*; para *E. oerstediana* por los valores de abundancia bajos de *N*,

N. min. y *pH*; y para *E. nesiotica* por los valores de abundancia bajos de *Mn*, y altos de *N*, y *pH*.

4.1 Interpretación

De los resultados obtenidos, se obtienen nuevos conocimientos preliminares de las especies de mirtáceas que se desarrollan a continuación:

- La distribución de las *Myrteae* en la parcela permanente de BCI presenta una estrecha relación con las variables *Al*, *P*, *Ca*, *Fe* y la geomorfología de pendiente media.

- P. friedrichsthalianum* y *M. gatunensis* son especies raras que no se asocian con otras mirtáceas, presentan patrones aleatorios. También, *M. gatunensis* fue descrita en Barro Colorado por Standl, se infiere que es preliminarmente endémica del área del lago Gatún (Kenoyer, Standley, Howe, & Dahlgren, 1929).

- C. schippii* es una especie que no se asocia con otras mirtáceas. Su abundancia puede aumentar en presencia altos valores de *Al* y bajos *B*, *Zn*, *Ca* y *N*. Se infiere que es preliminarmente basófila.

- Las especies del género *Eugenia* presentan un patrón de dependencia. Además, se infiere que *E. oerstediana* es preliminarmente basófila y *E. nesiotica* preliminarmente acidófila.

4.2 Limitaciones y futuro

Los datos de BCI son censales, por lo que el sesgo de muestreo es una preocupación menor. Sin embargo, los datos de BCI también tienen sesgo, debido a que se utiliza un DAP de corte para decidir si un individuo es censado o no. No obstante, los datos censales carecen de una fortaleza porque no reflejan asociación con grandes unidades de hábitats y, además, revelan asociación con microhábitats muy específicos, por lo que extraer conclusiones sobre patrones de asociación con variables ambientales de manera más general, presenta sus limitaciones. Debido a esto se necesitarán más estudios de estas mirtáceas en otros hábitats menos relacionados para observar verdaderos patrones naturales y ver si coinciden con los de este estudio, que se han quedado en la estadística inferencial.

Otra de las limitaciones, es que no se encontraron estudios que respalden o no los resultados de este estudio las preferencias de las especies de *Myrteae* de la parcela permanente de BCI han sido muy poco estudiadas. Se necesitarán más estudios sobre preferencias de variables ambientales y hábitats.

5 Agradecimientos
6 Información de soporte










































































































































 Al		-53	-53	-26	-09	-50	-44	-08	49	-54	-34	-30	-60	09	11	38	31
 B		90	74	57	90	86	63	-05	87	51	65	74	-22	-36	-23	-02	
 C	 C	Ca	81	67	92	93	69	-25	85	36	67	58	-16	-20	-29	-06	
 Cl	 Cl	 Cl	Cu	69	79	71	85	-29	63	27	52	47	14	-16	-20	-02	
 Cu	 Cu	 Cu	 Cu	Fe	66	66	60	-10	65	11	72	21	-08	06	0	05	
 F	 F	 F	 F	 F	K	90	61	-17	90	49	74	68	-08	-20	-18	03	
 H	 H	 H	 H	 H	 H	Mg	62	-15	82	33	64	52	-24	-14	-20	-10	
 I	 I	 I	 I	 I	 I	 I	Mn	-24	51	13	39	32	-02	-34	-17	11	
 N	 N	 N	 N	 N	 N	 N	 N	P	-07	30	-07	02	-24	-21	34	23	
 O	 O	 O	 O	 O	 O	 O	 O	 O	Zn	51	81	73	-15	-27	-13	13	
 S	 S	 S	 S	 S	 S	 S	 S	 S	 S	N	23	69	-15	-31	-01	04	
 Ti	 Ti	 Ti	 Ti	 Ti	 Ti	 Ti	 Ti	 Ti	 Ti	 Ti	N min.	47	-06	-07	06	21	
 V	 V	 V	 V	 V	 V	 V	 V	 V	 V	 V	 V	pH	-09	-48	-15	07	
 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	 Zn	abundancia global	37	13	13	
 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	 Bi	riqueza global	18	-27	
 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	 Cd	riqueza mifam	19	
 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	 Co	abundancia mifam	

Figure S1: Matriz de correlación, índice de Spearman

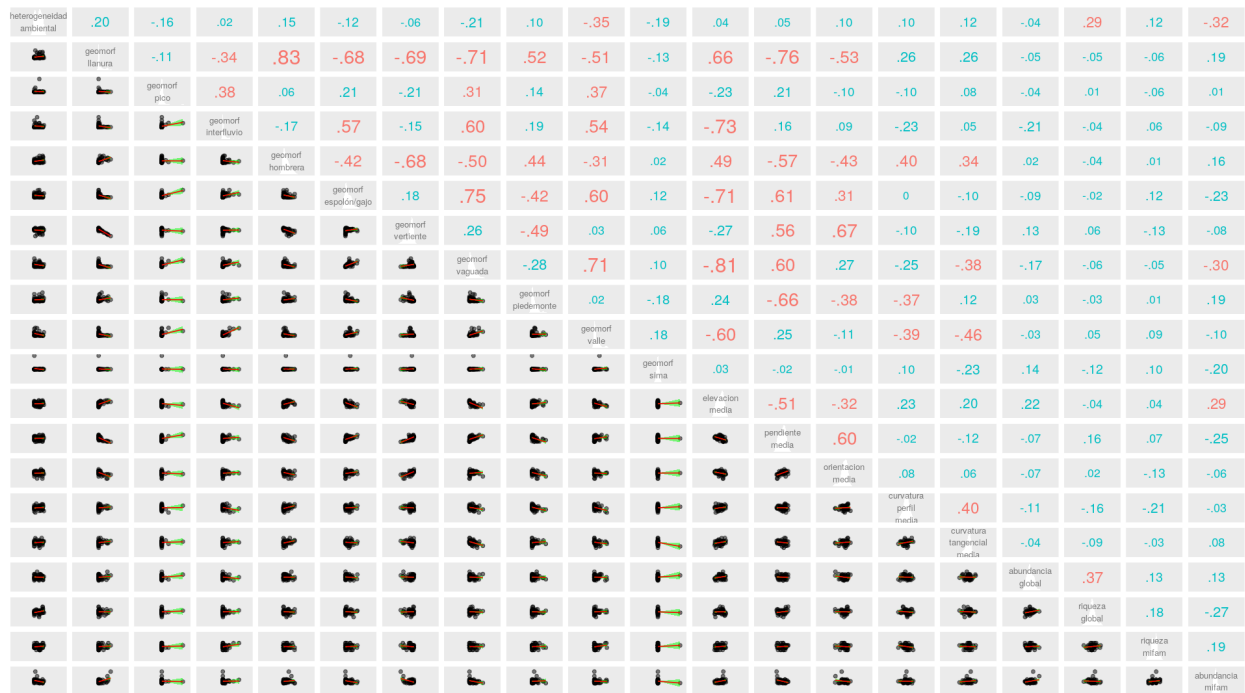


Figure S2: Matriz de correlación, índice de Pearson

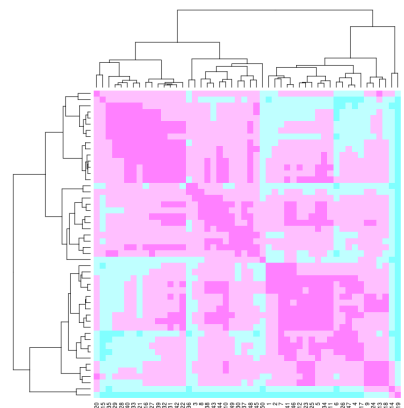


Figure S3: Mapa de calor con el dendrograma del agrupamiento *Ward*

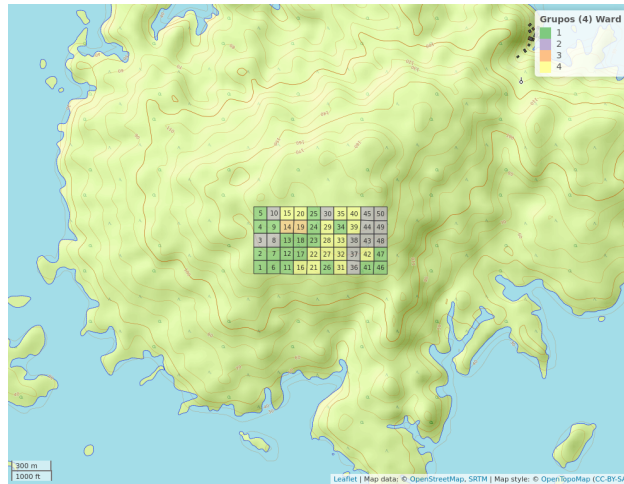


Figure S4: Agrupamiento por el método *Ward* de varianza mínima de las mirtáceas

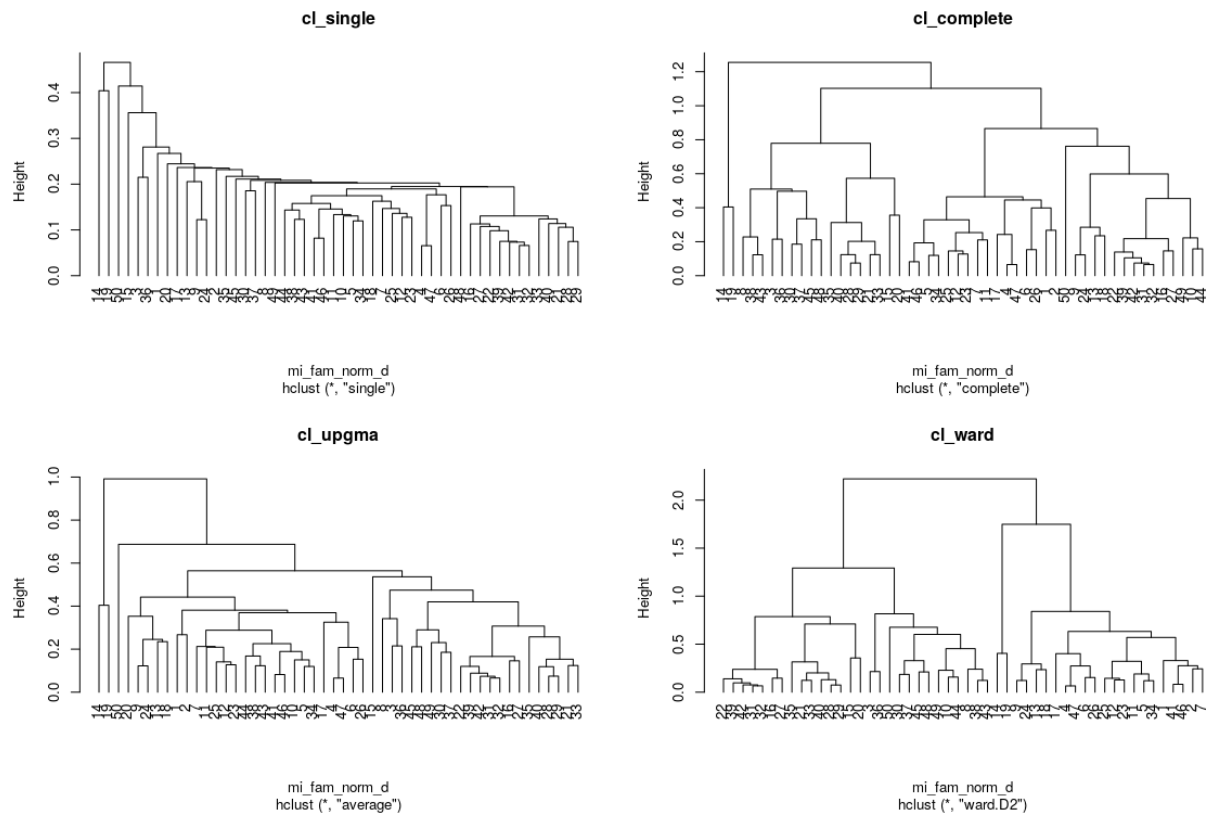


Figure S5: Métodos de agrupamiento

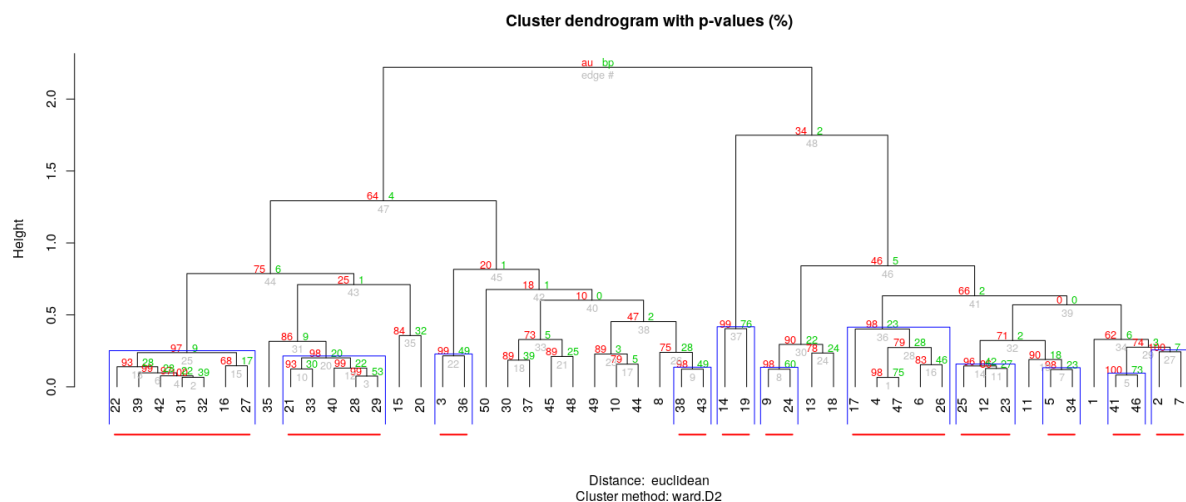


Figure S6: Dendrograma, agrupamiento *Ward* con los porcentajes del remuestreo de *bootstrap* multiescalar

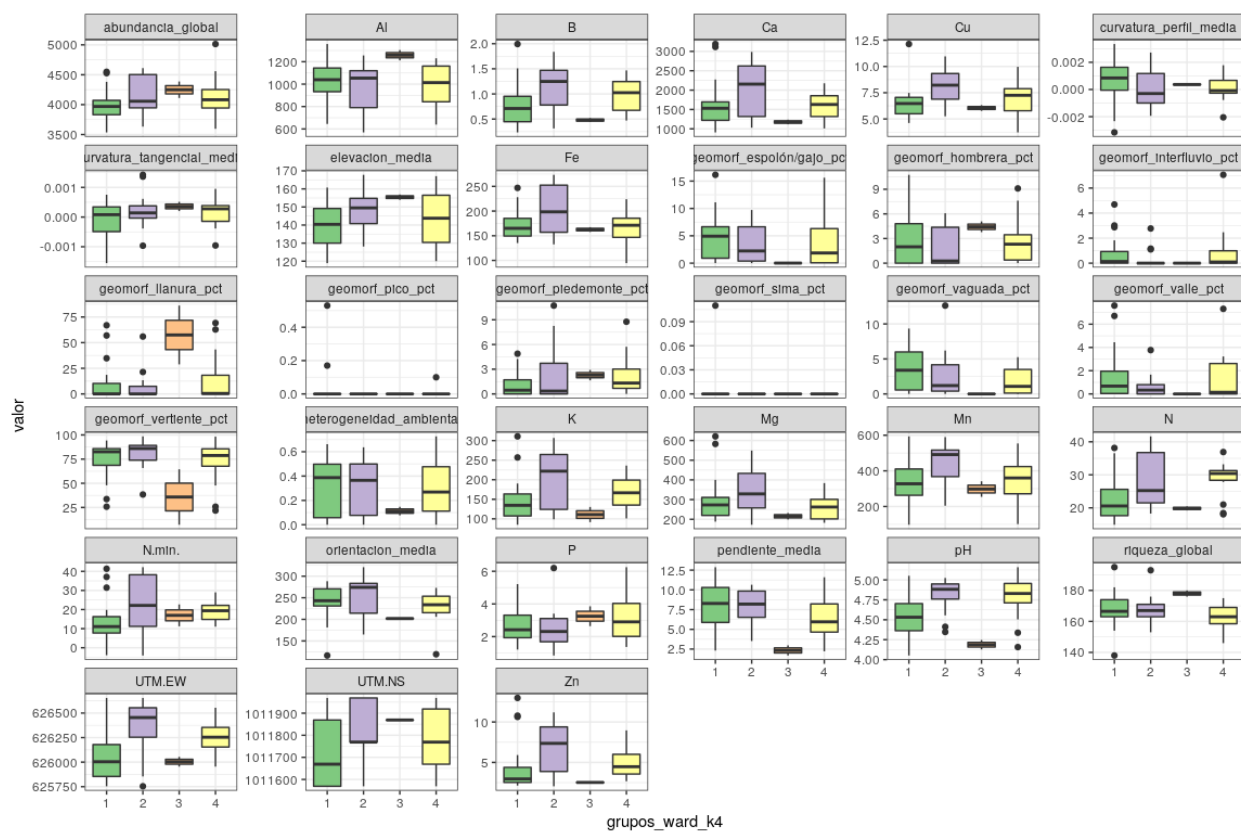


Figure S7: Diagrama de cajas de los grupos *Ward* en relación con variables ambientales y atributos

```
# A tibble: 33 x 3
  variable                p_valor_a p_valor_k
  <chr>                  <dbl>   <dbl>
1 pH                    0.000669 0.00309
2 Cu                    0.0178    0.0144
3 UTM.EW                0.0147    0.0231
4 K                     0.0865    0.0282
5 B                     0.0000313 0.0472
6 Zn                    0.00000343 0.0494
7 pendiente_media      0.00163   0.0514
8 N                     0.0000539 0.0608
9 geomorf_vaguada_pct   NaN       0.0741
10 N.min.               0.403     0.0888
11 geomorf_interfluvio_pct NaN       0.0930
12 orientacion_media    0.0000513 0.110
13 riqueza_global       0.00642   0.120
14 Ca                   0.000841 0.122
15 Mn                   0.183     0.139
16 geomorf_llanura_pct   0.493     0.142
17 geomorf_vertiente_pct 0.506     0.151
18 Mg                   0.0296   0.158
19 elevacion_media      0.000900 0.171
20 Al                   0.0168   0.179
21 UTM.NS               NaN       0.186
22 geomorf_espolón/gajo_pct 0.0000144 0.189
23 Fe                   0.0939   0.196
24 abundancia_global    0.378     0.218
25 geomorf_piedemonte_pct 0.341     0.302
26 geomorf_valle_pct     NaN       0.315
27 curvatura_perfil_media 0.560     0.420
28 geomorf_hombrera_pct  0.149     0.444
29 curvatura_tangencial_media 0.285     0.581
30 P                    0.702     0.637
31 geomorf_pico_pct      NaN       0.670
32 geomorf_sima_pct      NaN       0.682
33 heterogeneidad_ambiental 0.0142   0.753
```

Figure S8: Pruebas ANOVA y Kruskal-Wallis para el agrupamiento *Ward*

NO	.30	.30	.30	.30	.14	-.45	-.60	-.56	.09	-.04	.07	.36	-.20	-.26	-.14	.02	-.15	-.22	-.22	.36	-.16	.01	-.03	-.16	.10	.07	-.09	-.24	-.04	.06	.16
H	1	1	1	1	.97	.71	.58	.59	.07	.01	.24	.20	-.13	.02	.10	.23	.04	.02	-.08	.04	.01	-.05	-.05	-.17	.27	.07	-.05	.10	.06	.26	.42
Hb2	1	1	1	.97	.71	.58	.59	.07	.01	.24	.20	-.13	.02	.10	.23	.04	.02	-.08	.04	.01	-.05	-.05	-.17	.27	.07	-.05	.10	.06	.26	.42	
N1	1	.97	.70	.57	.59	.07	-.02	.24	.22	-.15	0	.08	.22	.02	0	-.08	.04	-.01	-.07	-.07	-.20	.26	.08	-.05	.09	.03	.26	.42			
N1b2	.97	.70	.57	.59	.07	-.02	.24	.22	-.15	0	.08	.22	.02	0	-.08	.04	-.01	-.07	-.07	-.20	.26	.08	-.05	.09	.03	.26	.42				
N2	.80	.69	.73	.07	.06	.23	.13	-.03	.11	.18	.28	.13	.10	.01	-.01	.09	-.01	-.01	-.10	.26	.04	-.01	.12	.10	.26	.37					
J	.98	.97	.03	.05	.17	-.07	.03	.22	.18	.23	.14	.20	.06	-.21	.15	-.06	0	-.07	.16	-.01	.02	.29	.10	.20	.29						
E10	.99	.01	.04	.14	-.14	.05	.24	.18	.21	.15	.22	.10	-.27	.15	-.06	0	-.04	.13	-.03	.03	.30	.09	.16	.23							
E20	.03	.09	.14	-.15	.11	.28	.23	.25	.21	.26	.13	-.24	.20	0	.04	.02	.14	-.04	.05	.28	.13	.17	.22								
idad	.19	.01	-.27	.19	.17	.02	.16	.23	.20	-.31	.04	.17	.08	.24	.10	.06	.04	.03	.10	.06	-.06	.32									
TM.E	0	-.47	.76	.76	.55	.66	.82	.72	.38	.05	.91	.50	.87	.72	.09	0	.37	-.05	.19	-.08	-.17										
TM.N	.22	-.12	-.14	-.01	.03	-.09	-.15	-.10	.18	-.08	-.03	.01	-.07	.92	-.51	-.38	.03	.07	.33	.11											
Al	-.50	-.54	-.25	-.16	-.51	-.51	-.08	.49	-.52	-.29	-.40	-.60	.28	-.20	-.26	.02	.18	.07	.07												
B	.88	.75	.64	.90	.82	.67	-.01	.81	.48	.67	.74	-.06	-.01	.30	-.02	.06	-.20	-.29													
Ca	.79	.78	.94	.96	.64	-.24	.92	.24	.77	.57	-.12	.07	.42	.05	.08	-.10	-.07														
Cu	.77	.83	.69	.82	-.27	.69	.26	.55	.43	-.02	-.04	.31	-.08	.04	.17	-.07															
Fe	.79	.73	.60	-.13	.75	.06	.76	.27	.06	.12	.43	.02	.22	.01	.11																
K	.90	.64	-.17	.91	.37	.80	.66	-.04	.04	.37	-.02	.17	-.01	.08																	
Mg	.53	-.20	.90	.19	.74	.49	-.14	.11	.38	.03	.01	-.15	.02																		
Mn	-.20	.52	.16	.40	.37	-.10	-.01	.25	-.13	.02	.02	-.37																			
P	-.14	.32	-.10	.01	.37	-.13	-.11	.11	.16	-.30	-.17																				
Zn	.30	.86	.62	-.02	.08	.45	.01	.13	-.06	-.12																					
N	.12	.69	.09	-.14	-.10	0	.03	-.21	-.33																						
l.mir	.48	.03	-.03	.41	-.07	.22	-.03	-.05																							
pH	-.01	.01	.20	-.10	.13	.13	-.45																								
ion_	-.49	-.30	.22	.28	.24	.02																									
inte_	.59	-.02	-.15	-.07	.19																										
cion_	.10	.10	-.19	-.01																											
per	.29	-.06	-.12																												
ange	-.03	-.07																													
ncia	.31																														
za_c																															

Figure S9: Matriz que relaciona los índices de diversidad alpha con las variables/atributos del suelo

(1) BASIC DATA INFORMATION:				
	Variable		Value	
Sample size	n	5579		
Number of observed species	D	7		
Coverage estimate for entire dataset	C	1		
CV for entire dataset	CV	0.918		
Cut-off point	k	60		
	Variable		Value	
Number of observed individuals for rare group	n_rare	114		
Number of observed species for rare group	D_rare	2		
Estimate of the sample coverage for rare group	C_rare	1		
Estimate of CV for rare group in ACE	CV_rare	0		
Estimate of CV1 for rare group in ACE-1	CV1_rare	0		
Number of observed individuals for abundant group	n_abun	5465		
Number of observed species for abundant group	D_abun	5		
NULL				
(2) SPECIES RICHNESS ESTIMATORS TABLE:				
	Estimate	s.e.	95%Lower	95%Upper
Homogeneous Model	7	0	7	7
Homogeneous (MLE)	7	0	7	7
Chao1 (Chao, 1984)	7	0	7	7
Chao1-bc	7	0	7	7
iChao1 (Chiu et al. 2014)	7	0	7	7
ACE (Chao & Lee, 1992)	7	0	7	7
ACE-1 (Chao & Lee, 1992)	7	0	7	7
1st order jackknife	7	0	7	7
2nd order jackknife	7	0	7	7

Figure S10: Resultado de las estimaciones de diversidad para la matriz de comunidad combinada, en la que todos los sitios forman uno

```

Compare 1 assemblages with Hill number order q = 0.
$class: iNEXT

$DataInfo: basic data information
  site    n S.obs SC f1 f2 f3 f4 f5 f6 f7 f8 f9 f10
1 site.1 5579    7 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

$iNextEst: diversity estimates with rarefied and extrapolated samples.
  m      method order qD qD.LCL qD.UCL    SC SC.LCL SC.UCL
1   1 interpolated    0 1      1      1 0.263 0.258 0.268
100 2789 interpolated    0 7      7      7 1.000 1.000 1.000
200 5579 observed    0 7      7      7 1.000 1.000 1.000
300 8354 extrapolated    0 7      7      7 1.000 1.000 1.000
400 11158 extrapolated    0 7      7      7 1.000 1.000 1.000

$AsyEst: asymptotic diversity estimates along with related statistics.
      Observed Estimator Est_s.e. 95% Lower 95% Upper
Species Richness    7.000    7.000    0.000    7.000    7.000
Shannon diversity    4.535    4.537    0.044    4.535    4.624
Simpson diversity    3.795    3.797    0.045    3.795    3.885

NOTE: Only show five estimates, call iNEXT.object$iNextEst. to show complete output.

```

Figure S11: Resultado de rarefacción y extrapolación para la matriz de comunidad combinada en la que todos los sitios forman uno

(1) BASIC DATA INFORMATION:

	Variable	Value
Sample size	n	1882
Number of observed species	D	7
Coverage estimate for entire dataset	C	1
CV for entire dataset	CV	1.107
Cut-off point	k	60

	Variable	Value
Number of observed individuals for rare group	n_rare	32
Number of observed species for rare group	D_rare	2
Estimate of the sample coverage for rare group	C_rare	1
Estimate of CV for rare group in ACE	CV_rare	0.064
Estimate of CV1 for rare group in ACE-1	CV1_rare	0.064
Number of observed individuals for abundant group	n_abun	1850
Number of observed species for abundant group	D_abun	5

NULL

(2) SPECIES RICHNESS ESTIMATORS TABLE:

	Estimate	s.e.	95%Lower	95%Upper
Homogeneous Model	7	0.002	7	7.003
Homogeneous (MLE)	7	0.002	7	7.003
Chao1 (Chao, 1984)	7	0.002	7	7.003
Chao1-bc	7	0.002	7	7.003
iChao1 (Chiu et al. 2014)	7	0.002	7	7.003
ACE (Chao & Lee, 1992)	7	0.002	7	7.003
ACE-1 (Chao & Lee, 1992)	7	0.002	7	7.003
1st order jackknife	7	0.002	7	7.003
2nd order jackknife	7	0.002	7	7.003

Figure S12: Resultado de las estimaciones de diversidad asintótica, grupo *Ward 1*

(1) BASIC DATA INFORMATION:

	Variable	Value
Sample size	n	1205
Number of observed species	D	7
Coverage estimate for entire dataset	C	1
CV for entire dataset	CV	0.877
Cut-off point	k	60

	Variable	Value
Number of observed individuals for rare group	n_rare	60
Number of observed species for rare group	D_rare	3
Estimate of the sample coverage for rare group	C_rare	1
Estimate of CV for rare group in ACE	CV_rare	0.116
Estimate of CV1 for rare group in ACE-1	CV1_rare	0.116
Number of observed individuals for abundant group	n_abun	1145
Number of observed species for abundant group	D_abun	4

NULL

(2) SPECIES RICHNESS ESTIMATORS TABLE:

	Estimate	s.e.	95%Lower	95%Upper
Homogeneous Model	7	0.001	7	7.002
Homogeneous (MLE)	7	0.001	7	7.002
Chao1 (Chao, 1984)	7	0.001	7	7.002
Chao1-bc	7	0.001	7	7.002
iChao1 (Chiu et al. 2014)	7	0.001	7	7.002
ACE (Chao & Lee, 1992)	7	0.001	7	7.002
ACE-1 (Chao & Lee, 1992)	7	0.001	7	7.002
1st order jackknife	7	0.001	7	7.002
2nd order jackknife	7	0.001	7	7.002

Figure S13: Resultado de las estimaciones de diversidad asintótica, grupo *Ward 2*

(1) BASIC DATA INFORMATION:

	Variable	Value
Sample size	n	553
Number of observed species	D	7
Coverage estimate for entire dataset	C	1
CV for entire dataset	CV	1.337
Cut-off point	k	60

	Variable	Value
Number of observed individuals for rare group	n_rare	51
Number of observed species for rare group	D_rare	4
Estimate of the sample coverage for rare group	C_rare	0.98
Estimate of CV for rare group in ACE	CV_rare	0.947
Estimate of CV1 for rare group in ACE-1	CV1_rare	1.15
Number of observed individuals for abundant group	n_abun	502
Number of observed species for abundant group	D_abun	3

NULL

(2) SPECIES RICHNESS ESTIMATORS TABLE:

	Estimate	s.e.	95%Lower	95%Upper
Homogeneous Model	7.080	0.302	7.003	9.032
Homogeneous (MLE)	7.000	0.500	7.000	8.446
Chao1 (Chao, 1984)	7.000	0.500	7.000	8.446
Chao1-bc	7.000	0.500	7.000	8.446
iChao1 (Chiu et al. 2014)	7.000	0.500	7.000	8.446
ACE (Chao & Lee, 1992)	7.996	1.869	7.090	18.066
ACE-1 (Chao & Lee, 1992)	8.430	3.010	7.112	25.303
1st order jackknife	7.998	1.412	7.128	14.792
2nd order jackknife	8.995	2.444	7.305	20.028

Figure S14: Resultado de las estimaciones de diversidad asintótica, grupo *Ward 3*

(1) BASIC DATA INFORMATION:

	Variable	Value
Sample size	n	1939
Number of observed species	D	7
Coverage estimate for entire dataset	C	1
CV for entire dataset	CV	1.161
Cut-off point	k	60

	Variable	Value
Number of observed individuals for rare group	n_rare	31
Number of observed species for rare group	D_rare	2
Estimate of the sample coverage for rare group	C_rare	1
Estimate of CV for rare group in ACE	CV_rare	0.385
Estimate of CV1 for rare group in ACE-1	CV1_rare	0.385
Number of observed individuals for abundant group	n_abun	1908
Number of observed species for abundant group	D_abun	5

NULL

(2) SPECIES RICHNESS ESTIMATORS TABLE:

	Estimate	s.e.	95%Lower	95%Upper
Homogeneous Model	7	0.011	7	7.022
Homogeneous (MLE)	7	0.011	7	7.022
Chao1 (Chao, 1984)	7	0.011	7	7.022
Chao1-bc	7	0.011	7	7.022
iChao1 (Chiu et al. 2014)	7	0.011	7	7.022
ACE (Chao & Lee, 1992)	7	0.011	7	7.022
ACE-1 (Chao & Lee, 1992)	7	0.011	7	7.022
1st order jackknife	7	0.011	7	7.022
2nd order jackknife	7	0.011	7	7.022

Figure S15: Resultado de las estimaciones de diversidad asintótica, grupo *Ward 4*

```

## '$Chamguava schippii'
##
## Monte-Carlo simulation of Moran I
##
## data: mi_fam_sin_tendencia[, x]
## weights: pesos_b
## number of simulations + 1: 10000
##
## statistic = 0.51668, observed rank = 10000, p-value = 1e-04
## alternative hypothesis: greater
##
##
## '$Eugenia coloradoensis'
##
## Monte-Carlo simulation of Moran I
##
## data: mi_fam_sin_tendencia[, x]
## weights: pesos_b
## number of simulations + 1: 10000
##
## statistic = 0.15553, observed rank = 9845, p-value = 0.0155
## alternative hypothesis: greater
##
##
## '$Eugenia galalonensis'
##
## Monte-Carlo simulation of Moran I
##
## data: mi_fam_sin_tendencia[, x]
## weights: pesos_b
## number of simulations + 1: 10000
##
## statistic = 0.0068478, observed rank = 6620, p-value = 0.338
## alternative hypothesis: greater
##
##
## '$Eugenia nesiotica'
##
## Monte-Carlo simulation of Moran I
##
## data: mi_fam_sin_tendencia[, x]
## weights: pesos_b
## number of simulations + 1: 10000
##
## statistic = 0.17369, observed rank = 9901, p-value = 0.0099
## alternative hypothesis: greater
##

```

Figure S16: I de Moran global aplicado a abundancia de especies transformadas sin tendencia, parte 1


```

## alternative hypothesis: greater
##
##
## '$Eugenia oerstediana'
##
## Monte-Carlo simulation of Moran I
##
## data: mi_fam_sin_tendencia[, x]
## weights: pesos_b
## number of simulations + 1: 10000
##
## statistic = 0.14009, observed rank = 9764, p-value = 0.0236
## alternative hypothesis: greater
##
##
## '$Myrcia gatunensis'
##
## Monte-Carlo simulation of Moran I
##
## data: mi_fam_sin_tendencia[, x]
## weights: pesos_b
## number of simulations + 1: 10000
##
## statistic = 0.099109, observed rank = 9425, p-value = 0.0575
## alternative hypothesis: greater
##
##
## '$Psidium friedrichsthalianum'
##
## Monte-Carlo simulation of Moran I
##
## data: mi_fam_sin_tendencia[, x]
## weights: pesos_b
## number of simulations + 1: 10000
##
## statistic = 0.019812, observed rank = 7187, p-value = 0.2813
## alternative hypothesis: greater

```

Figure S17: I de Moran global aplicado a abundancia de especies transformadas sin tendencia, parte 2

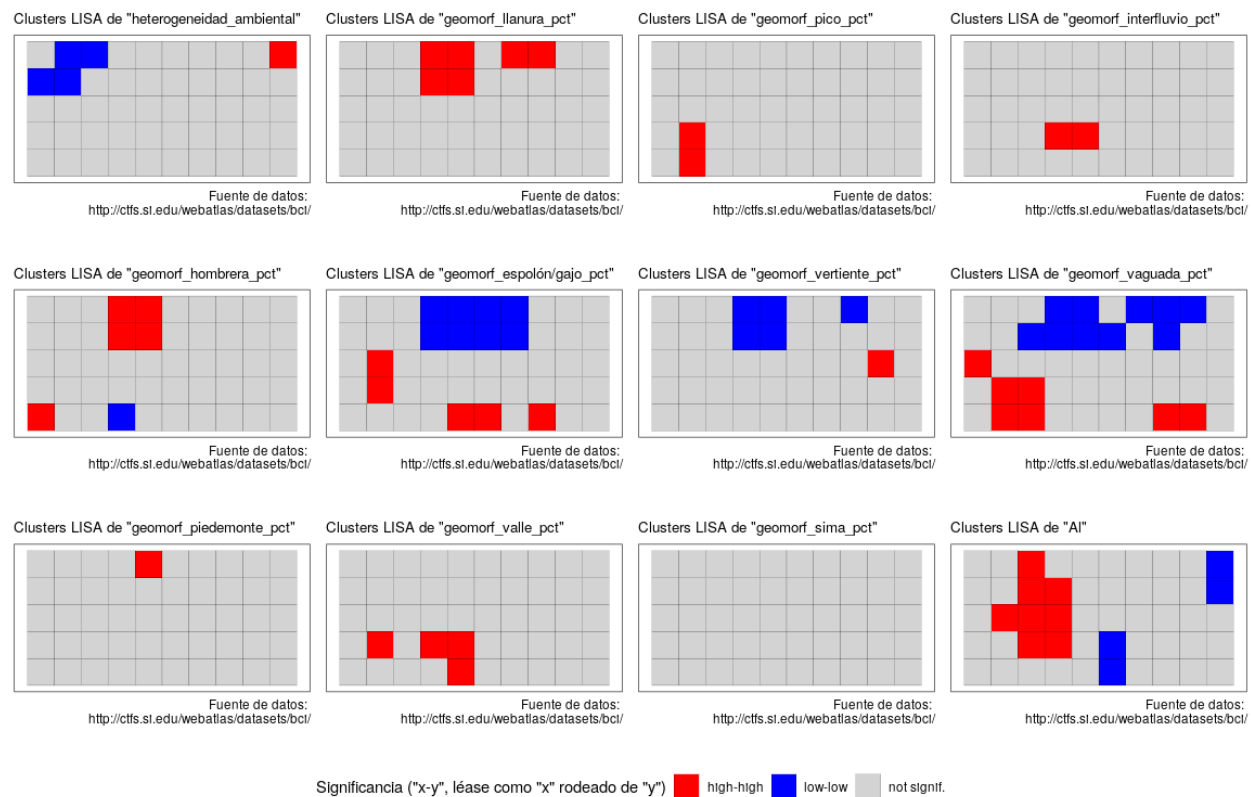


Figure S18: I de Moran local aplicado a variables ambientales, parte 1

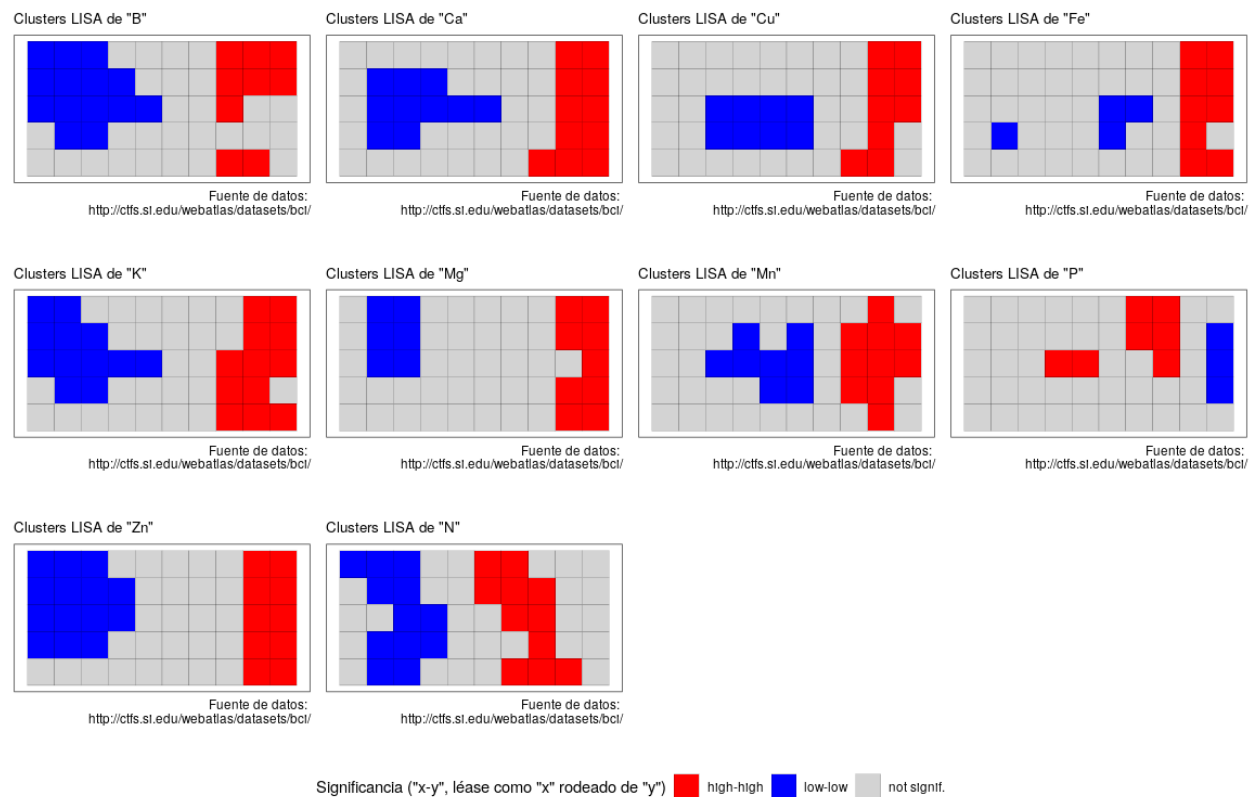


Figure S19: I de Moran local aplicado a variables ambientales, parte 2

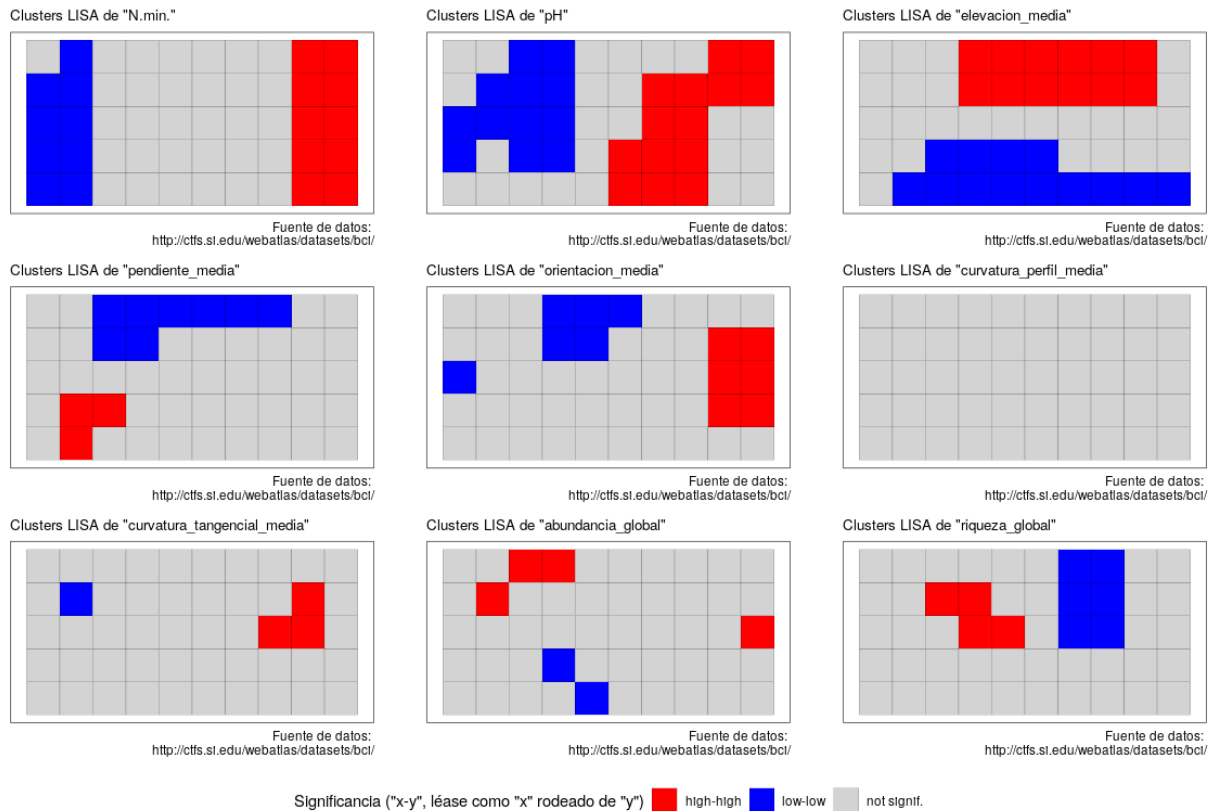


Figure S20: I de Moran local aplicado a variables ambientales, parte 3

7 Script reproducible

...

Referencias

- Appelhans, T., Detsch, F., Reudenbach, C., & Woellauer, S. (2019). *Mapview: Interactive viewing of spatial data in r*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=mapview>
- Batlle, J. R. M. (2020). biogeografia-master/scripts-de-analisis-BCI: Long coding sessions (Version v0.0.0.9000). <https://doi.org/10.5281/zenodo.4402362>
- Borcard, F., J. O. L., Daniel y Gillet. (2018). *Ecología numérica con r*. Springer.
- Bucheli, G. E. H. (2019). Uso del Índice de moran y lisa para explicar el ausentismo electoral rural en ecuador. *Revista Geográfica*, (160), 91–108.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sande, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.
- Cheng, J., Karambelkar, B., & Xie, Y. (2018). *Leaflet: Create interactive web maps with the javascript 'leaflet' library*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=leaflet>
- Hubbell, S., Condit, R., & Foster, R. (2021). Forest Census Plot on Barro Colorado Island. Retrieved May 5, 2021, from <http://ctfs.si.edu/webatlas/datasets/bci/>
- Kenoyer, L. A., Standley, P. C., Howe, M. A., & Dahlgren, B. (1929). *I. supplement to the flora of*

barro colorado island, panama. Field Museum of Natural History.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2019). *Vegan: Community ecology package*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Pebesma, E. (2018). Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, 10(1), 439–446. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>

Pérez, R., Aguilar, S., Condit, R., Foster, R., Hubbell, S., & Lao, S. (2005). Metodología empleada en los censos de la parcela de 50 hectareas de la isla de barro colorado, panamá. *Centro de Ciencias Forestales Del Tropico (CTFS) Y Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI)*, 1–24.

R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. Retrieved from <https://www.R-project.org/>

Restrepo, L. F., & González, J. (2007). From pearson to spearman. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 20(2), 183–192.

Smithsonian Tropical Research Institute. (2010). *Un vistazo a la ciencia y los científicos que trabajan en la isla de Barro Colorado*. url<https://youtu.be/bN54RGtxFeM>.

Wickham, H. (2017). *Tidyverse: Easily install and load the 'tidyverse'*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=tidyverse>

Wilson, P. G. (2010). Myrtaceae. In *Flowering plants. eudicots* (pp. 212–271). Springer.

Wright, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1), 1–14.